Ueber die Inflorescenz und Blüte

von

Gunnera manicata Linden.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

hohen philosophischen Facultät

bei der

Königl. Friedrich-Alexander-Universität zu Erlangen

vorgelegt von

Victor Jonas

aus PATSCHKAU i. Schl.

1892.

BRESLAU.

Buckdruckerei H. Proskauer jr.

Neue Taschenstrasse 30.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535708_0039

Ueber die Inflorescenz und Blüte
von
Gunnera manicata Linden.

I. Geschichte und Litteratur.

Vor Jahresfrist erschien eine im Erlanger botanischen Institut von Berkholtz angefertigte Arbeit „Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Anatomie von Gunnera manicata Linden.“ [1]) Dieselbe behandelt zum ersten Male eingehend G. manicata, eine Species, über die bisher wenig bekannt war. In dieser Arbeit sind jedoch die Angaben über die Inflorescenz nur sehr spärliche, weshalb ich auf Anregung des Herrn Prof. Reess vorliegende Ausarbeitung unternahm, um hierdurch die Berkholtz'sche Arbeit zu vervollständigen.

Bevor ich mich aber zu meiner speciellen Aufgabe wende, will ich vorher noch, der Vollständigkeit halber, einen kurzen Ueberblick über die Geschichte und Litteratur der Gunneraceen, mit besonderer Berücksichtigung von G. manicata geben.

[1]) Bibliotheka botanica. Cassel 1891, Heft 24.

Die Familie der Gunneraceen, speciell G. perpensa, war bereits Linné bekannt, der sie zu den Gynandria rechnete. Später wurden noch einige Arten beschrieben, und zwar unter verschiedenen Namen, da die einzelnen Species grosse anatomische Unterschiede aufweisen. So giebt Burmann einer Gattung den Namen Perpensum blitispermum und stellt sie zu den Monœcia; Commerson hingegen beschreibt eine Art als Misandra und Fieullée eine andere als Panke. Von späteren Forschern, wie Jussien, Lamark, Vahl u. a. wurde erst ermittelt, dass die erwähnten Formen sämtlich unter die Gattung Gunnera fallen. Zu den wenigen ursprünglich bekannten Arten kamen allmählich immer noch mehr hinzu, sodass de Candolle[1]) bereits 15 Species aufstellte. Dieselben bewohnen grösstenteils Mittel- und Süd-Amerika; je eine Art auch Van Diemensland, Neu-Seeland, die Sandwich-Inseln, Süd-Afrika und Java. Sie finden sich daselbst stets an feuchten Plätzen, sowohl in der Ebene als im Hochgebirge

Obwohl die Litteratur der Gunneraceen, wegen ihrer schwankenden systematischen Stellung, in den letzten Jahren zu einer voluminösen herangewachsen ist, so waren doch die Angaben speciell über G. manicata vor der Berkholtz'schen Arbeit sehr spärliche. Bei de Candolle findet sich zuerst der Name G. manicata. Sie wird von ihm als „species non descripta" hingestellt und als ihre Heimat die Campos de Lage genannt. In der Flora brasiliensis XIII, 2. p. 382 beschreibt Kanitz unsere Gunnera als „unica species Brasiliensis vix cognitta" etwas näher; betreff der Inflorescenz bedient er sich jedoch nur

[1]) Prodromus, Bd. XVI. Sect. 2, p. 596.

der wenigen Worte „flores desiderantur.“ Ausführlicher sind schon die Mitteilungen Schwackes.[1]) Er giebt ebenfalls als ihre Heimat die Campos de Lage im Staate Santa Catharina an und nennt Libon als ihren Entdecker. Später habe sie Fritz Müller gleichfalls auf dem Hochlande von St. Catharina auf der Serra do Oratorio 700 — 1200 m über dem Meere wieder gefunden und ausser ihm habe sie niemand bisher wieder blühen gesehen. Es scheint dies auch in der That der Fall zu sein; denn das nach Europa exportierte Exemplar kam in Lindens botanischen Garten nicht zum Blühen; desgleichen auch nach Reinke[2]) die im botan. Garten zu Bonn cultivierte Pflanze.

Das im hiesigen botan. Garten als Freilandspflanze cultivierte und seit seinem vierten Jahre blühende Exemplar scheint demnach das einzige in unseren Klimaten zu sein, das Inflorescenzen trägt; denn vor der Berkholtz'schen Arbeit gründete sich die Litteratur über G. manicata nur auf Beobachtungen und Untersuchungen, die an ihrem Fundort angestellt wurden.

In ihrer Heimat werden die Gunneraceen als Nutz- und Nährpflanzen, sowie ihre Früchte zu Heilzwecken verwandt, bei uns hingegen nur als Dekorativpflanzen cultiviert.

II. Material und Untersuchungs-Methode.

Das mir zur Untersuchung vorgelegte Material war grösstenteils Alkohol-Material und stammt von zwei vor-

[1]) Englers botan. Jahrb. Bd. XII, Heft 3—4, Beiblatt.

[2]) Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera. Morpholog. Abhandlg. Leipzig 1873, p. 99.

jährigen Fruchtschäften, welche aus dem bereits 10 Jahr alten Rhizom hervorwuchsen. Die Angaben über die sexuelle Verteilung der Blüten an dem Gesamtblütenstand sowie am Rhizom, desgleichen diejenigen, welche die Farben der Blüten betreffen, stützen sich teils auf eigene Beobachtungen, die ich im Sommer 1892 anstellte, teils auf Mitteilungen des botanischen Gärtners Herrn Sayfert.

Ein grosses Hinderniss bei der Untersuchung bot der hohe Gerbstoffgehalt, der die gesamte Pflanze erfüllt. Diesem Uebelstande versuchte ich dadurch abzuhelfen, dass ich die Schnitte zuerst in Alkohol von successive stärkerer Concentration legte, dann wieder allmählich wässerte, um sie schliesslich durch schwache Salzsäurelösungen aufzuhellen. Diese Behandlungsweise erwies sich jedoch als nicht so practisch wie die Hanstein'sche. (Kalilauge und Essigsäure.) Letztere Methode wandte ich deshalb stets an und erzielte dadurch auch die gewünschten Resultate.

Die Untersuchung der Blüten geschah mittels Präparier-Mikroskops oder Präparier-Lupe, nachdem vorher die Blüten gekocht waren und so ihre durch den Alkohol erlangte Härte verloren hatten.

III. Morphologie und Anatomie der Inflorescenzachsen.

Die Inflorescenzen von G. manicata entspringen aus den Achseln der drei ersten Blätter, welche in Form von Rosetten aus dem Rhizom hervorwachsen. Dieselben werden bereits im Herbst angelegt, erreichen eine Länge bis 6 cm und überwintern unter dem Schutze zahlreicher,

dicht schliessender Hüllblätter, welche bei der Entwicklung im Frühjahr schrumpfen. Das mächtige Rhizom trug im Sommer 1892 an 5 Hauptköpfen 10 Inflorescenzen. Die Inflorescenzen stellen eine zusammengesetzte Aehre dar, welche aus einer fleischigen, mit Emergensen besetzten, sich allmählich verjüngenden Hauptachse besteht und Nebenachsen, die nach der Spitze der Hauptachse zu an Grösse abnehmen. Die von schmalen, blassgrünen Hochblättern gestützten zahlreichen Nebenachsen verjüngen sich gleichfalls nach ihrer Spitze zu und sind dicht mit Blüten von 2-3 mm Grösse besetzt. Die Hauptachse ist fast bis zu ihrer Basis mit Nebenachsen versehen. Der von Schwacke[1]) gezeichnete Zweig ist weit spärlicher mit Blüten besetzt als das mir vorliegende Material. Bei anderen Arten liegen die Verhältnisse anders, wie dies aus der Horsfield'schen Zeichnung[2]) von G. macrophylla ersichtlich ist; hier entspringen die Inflorescenzen nicht direct aus dem Rhizom, sondern aus einem Schaft, der Inflorescenzen und Blätter trägt.

Die Hochblätter haben eine Länge von 5 cm und überragen die jungen Aehrchen bisweilen um ein bedeutendes; zur Zeit der Blüte schrumpfen sie und fallen ab.

Die Seitenähren besitzen eine Länge bis 18 cm. und eine Breite bis 1 cm. Bisweilen verbreitert sich eine Stelle nach der Spitze zu bis zu 2 cm. Auch gabeln sich die Seitenachsen an der Spitze oft in 2 Aehrchen und diese nochmals wieder in 2 Aehrchen, sodass sie ein geweihartiges Aussehen erhalten. (Taf. II.)

Die Blüten selbst sind sämtlich ungestielt, während

[1]) l. c. p. 2.

[2]) Schnizlein, Icon. tab. 94.

sie bei G. chilensis nach Reinke[1]) kurz gestielt sind, und entbehren der Deckblätter.

Während nach Berkholtz[2]) der im Aufblühen begriffene Blütenstand von G. manicata eine Höhe von 30 cm hatte, besass der bereits zum Fruchtschaft umgewandelte eine Länge von 50 cm; es hat sich demnach die Achse nach dem Aufblühen gestreckt. Eine Erscheinung, die nach de Candolle[3]) auch bei G. insignis („scapo post anthesin valde elongato[4]) eintritt.

Die Inflorescenzen entwickeln sich überdies mit jedem Jahre kräftiger, sodass sie bei dem hiesigen Exemplar nach einer anfänglichen Höhe von 20 cm in früheren Jahren, im vorigen Jahre eine Höhe von 60 cm erreicht haben.

Im Sommer 1892 besass die grösste Inflorescenz zur Zeit der Blüte eine Höhe von 120 cm und einen grössten Umfang von 110 cm.

Die Angaben Schwackes[4]) betreffend die Grössenverhältnisse des Gesamtblütenstandes, sowie der einzelnen Aehren weichen nach dem vorliegenden Material von meinen Messungen ab, sodass es den Anschein hat, als ob das von Fritz Müller gesammelte Material verkümmert oder noch sehr jung war. Desgleichen stimmt die Angabe, dass sich zwischen den einzelnen Blüten zarte, lange, gebogene Haare befinden, mit den von mir angestellten Untersuchungen nicht überein. Bei G. macro-

---

[1]) l. c. p. 49.
[2]) l. c. p. 5.
[3]) l. c. p. 597.
[4]) l. c.

phylla finden sich allerdings nach Reinke[1]) und auch nach Horsfield[2]) zwischen den Blüten rötliche Borstenhaare.

G. manicata besitzt einen fast analogen Bau wie G. chilensis. Da nun Reinke, welcher zuerst die Morphologie der Gunneraceen an G. chilensis (scabra) näher studiert hat, G. manicata sowie perpensa und macrophylla zu den Repräsentanten des complicierteren Typus nach der Ausbildung ihrer Vegetationsorgane rechnet, so will ich auch diese Klassificierung beibehalten. Ich werde deshalb bisweilen G. chilensis als Vergleichsobject wählen und in meiner Abhandlung auf die Arbeit Kellermanns[3]) die sich als die erste eingehender mit dem Studium der Blüte einer Gunnera-Art befasst, zurückkommen.

Das Aufblühen unserer Gunnera ist ebenfalls analog dem bei G. chilensis. An der Hauptachse geschieht die Evolution in acropetaler Reihenfolge; die Blüten der untersten Aehren entwickeln sich zuerst und gelangen eher zur Anthese als die höher stehenden. An den Nebenachsen herrscht gerade das umgekehrte Verhältniss; hier findet ein basipetales Aufblühen statt, d. h. die Blüten an der Spitze der einzelnen Aehrchen gelangen eher zur Entwicklung als die tiefer stehenden; es schreitet demnach die Evolution nach der Basis zu fort. Die Blütezeit beginnt bereits Anfangs Mai noch ehe die Blätter ihre volle Entwicklung erfahren haben.

G. manicata ist im Vergleich zu G. chilensis und und macrophylla am stattlichsten und, was Gefässstränge anbelangt, am reichsten.

---

[1]) l. c. p. 103.

[2]) l. c.

[3]) Die Entwicklungsgeschichte der Blüte von G. chilensis. Dissert. Zürich 1881.

Der Bau und die Anordnung der einzelnen Gefässbündel in den Spindeln hat weniger Aehnlichkeit mit dem des Stammes, sondern mehr mit dem des Blattstieles, wie dies bereits von Reinke[1]) angegeben ist und inbezug auf G. manicata auch meine Untersuchungen im Vergleich mit denen von Berkholtz[2]) nachweisen. Während nun Reinke[3]) bei G. scabra angiebt, die Zahl der Gefässstränge vereinfache sich nach der Spitze zu, haben die Beobachtungen von Kellermann an G. chilensis, sowie die meinigen an G. manicata das Gegenteil ergeben, indem an der Spitze der Aehrchen durch zahlreiche Anastomosen die Zahl der Stränge eine weit grössere, wenn auch schwächere ist, als an der Basis, wo die Gefässbündel spärlicher, dafür aber stärker sind.

Die Gefässstränge der Spindeln verlaufen bei G. manicata fast parallel. Wie bereits erwähnt stehen sie durch zahlreiche Anastomosen in Verbindung; da dieselben nun an der Spitze weit häufiger sind als an den tiefer liegenden Teilen, so wird an der Spitze ein feinmaschiges Netzwerk gebildet.

Nach jeder Blüte zweigt ein einzelner Gefässstrang ab, der bald nach seinem Eintritt 2 Stränge nach dem Kelch und 2 nach den Staubgefässen entsendet.

Während die Blüten an der Spitze der Inflorescenzzweige ihre Gefässstränge aus dem centralen Teile erhalten, beziehen die Blüten an der Seite ihre Gefässbündel aus dem peripheren Strängen der Spindeln.

---

[1]) l. c. p. 82.

[2]) l. c. p. 9.

[3]) l. c. p. 83.

Eine ähnliche Erscheinung, wie sie Merker[1]) inbetreff des Blattstiel-Hauptstranges beschreibt, wo die inneren Stränge die oberen, die äusseren die unteren Teile versorgen.

Nach de Bary[2]) gehören die Gunneraceen zu den anatomisch anormalen Dicotyledonen. Eine als Uebersichtsbild angefertigte mikrophotographische Aufnahme (Taf. I) eines Querschnittes durch einen Inflorescenzenzweig von G. manicata giebt bereits den anormalen dicotyledonischen Typus der Gunneraceen wieder. Auch ähnelt dieses Bild dem Querschnitt eines Blattstieles. Der Bau der Gefässbündel ist concentrisch; sie finden sich ohne jegliche bestimmte Anordnung im Grundparenchym vor. Im Querschnitt erscheinen sie kreisförmig; doch entstehen durch Verschmelzung zweier Bündel auch ovale oder längliche und dabei gekrümmte Formen. Was die Anordnung der einzelnen Stränge anbelangt, so weicht das Bild der Inflorescenzachse etwas von dem des Blattstieles ab. Während bei ersterem im Centrum die Gefässbündel spärlicher sind als in der Peripherie und die centralen Stränge fast gleiche Grösse haben, wechseln bei letzterem im centralen Teile stärkere mit schwächeren Gefässbündel ab. Bisweilen finden sich Gefässstränge, die nur 1 oder 2 Gefässe enthalten

Die einzelnen Fibrovasalstränge sind geschlossen und zeigen denselben Bau wie bei den Monocotylen. Das Xylem nimmt den centralen Teil ein, das Phloem den peripheren. Der Holzteil besteht aus Leiter-, Ring- und Spiral-Gefässen; letztere sind bald enger, bald weiter gewunden. Holzparenchymzellen umgeben ge-

[1]) G. macrophylla, Flora od. allgem. bot. Zeitung 1889 p. 215.

[2]) Vergleich. Anatomie. Leipzig 1877 p. 261.

wöhnlich die Gefässe. Die Gefässe sind teils echte Tracheen, teils Tracheiden. Das Phloem besteht aus dünnwandigen Bastparenchymzellen und dickwandigen unverholzten Bastzellen, die prosenchymatischen Charakter zeigen. Die dickwandigen Bastzellen nehmen die 3 äussersten Zellreihen des Phloems ein und zeigen auf dem Querschnitt collenchymatische Verdickungen; ihre Wände sind zahlreich getüpfelt. Die dünnwandigen Phloemzellen besitzen einen grossen spindelförmigen Zellkern.

Siebröhren finden sich zahlreich vor. Die Siebplatten sind entweder horizontal oder geneigt.

Die einzelnen Gefässstränge werden in ihrem ganzen Umfange gegen das Grundparenchym durch eine einfache, stärkeführende Zellschicht, Endodermis, abgegrenzt. Die Zellen der Endodermis sind parenchymatisch und schliessen lückenlos aneinander.

Cambiumzellen sind nicht vorhanden; deshalb ist ein Dickenwachstum ausgeschlossen.

Das Grundparenchym ist grosszellig; seine Zellen zeigen auf dem Längsschnitt tonnenförmige oder mehr gestrecktere Gestalt. Die Zellen nach der Epidermis zu sind weniger als die inneren Parenchymzellen gestreckt und noch mit zahlreicheren, meist wandständigen Chlorophyllkörnern versehen; die inneren Zellen enthalten mehr Stärke Die Zellen schliessen nicht lückenlos aneinander, sondern lassen grosse dreieckige Intercellarräume zwischen sich. Das gesamte Grundgewebe istmit Gerbstoff, zahlreichen Kalkoxalatdrusen und Stärke erfüllt.

Obwohl sich die Gunnera, was den Bau und die Anordnung der Gewebe und Gefässbündel anbelangt, den

Monocotylen nähert, so besitzt sie doch analog den Dicotylen mit mächtigen Rippen an Blattstielen und Stengeln Collenchym in den Inflorescenzachsen. Das Collenchym bildet einen nicht allseitig gleichmässig ausgebildeten Hohlcylinder. An manchen Stellen ist es stärker entwickelt, an anderen wieder schwächer und in letzterem Falle mit nur schwach verdickten Membranen. Besonders zahlreich und kräftig ist es innerhalb der Rippen der Inflorescenzzweige entwickelt. Es springt an diesen Stellen auf dem Querschnitt leistenförmig in das Grundparenchym hinein und gehen die Collenchymzellen allmählich in das Grundparenchym über. Das Collenchym erreicht seine höchste Stärke mit 6—8 Zellreihen. Während im Blattstiel die Festigung des Stieles durch einen Sklerenchymring, dessen Zellen nach Berkholtz[1]) vorwiegend prosenchymatischer Natur sind, aber, solange das Blatt noch im Wachstum begriffen ist, mehr collenchymatischen Character zeigen, bewirkt wird, geschieht die Festigung der Inflorescenzzweige durch einen Mantel von Zellen, die specifisch collenchymatischer Natur sind. Das Collenchym besitzt Chlorophyll und plasmatischen Inhalt. Nach der Spitze der Zweige zu lässt es an Stärke nach; es finden sich hier an den Rippen weniger Collenchym-Zelllagen vor.

Die Epidermis besteht aus einer einzigen Zelllage. Die Zellen derselben sind klein, auf dem Querschnitt von fast quadratischer Gestalt und nach aussen ein wenig vorgewölbt. Sie besitzt weder Haare noch Drüsenzotten, während solche an der Blattstiel-Epidermis

[1]) l. c. p. 10.

vorhanden sind. Spaltöffnungen finden sich an der Inflorescenz ebensowenig wie an den Blattstielen vor.

Kolonien von Nostoc Gunnerae sind in den Inflorescenzen nicht vorhanden.

IV. Morphologie und Anatomie der Blüten.

G. manicata ist gynomonöcisch, d. h. es finden sich auf demselben Stock zwittrige und weibliche Blüten. Bei den beiden vorjährigen Inflorescenzen war die sexuelle Verteilung folgende: Die zuerst entwickelte Inflorescenz besass zwittrige und weibliche Blüten, die spätere, welche zwar längere Zeit als die erstere blühte, aber steril blieb, nur weibliche.

Dieselbe Erscheinung konnte ich auch im Sommer 1892 beobachten, indem an einem Kopfe, zur Zeit als die erste Inflorescenz bereits abgeblüt war, eine zweite rein weibliche erschien.

Die Angabe Eichlers[1]), welche sich auf G. macrophylla[2]) stützt, sowie Baillons[3]), dass im Falle der Monöcie die weiblichen Blüten an dem unteren Teile der Gesamtinflorescenz zu finden sind, deckt sich nicht mit den von mir an G. manicata angestellten Untersuchungen, da hier die weiblichen Blüten den oberen Teil der Aehre einnehmen. Von G. cordifolia beschreibt de Candolle[4]) eine unserer Gunnera gleiche Erscheinung. („Flores fem. in capitulum condensati").

---

[1]) Blütendiagramme II, p. 466.

[2]) Schnizlein l. c.

[3]) Histoire des plautes, VI, p. 481.

[4]) l. c. p. 599.

Die weiblichen Blüten im oberen Teile der Gesamtinflorescenz kommen dadurch zu stande, dass die Stamina frühzeitig abfallen; doch nehmen die so entstandenen weiblichen Blüten nicht die ganzen oberen Aehrchen ein, vielmehr behält die Spitze stets die zwittrigen Blüten. Es herrscht also hierbei gerade das umgekehrte Verhältniss wie am Gesamtblütenstand. Dieses Verhalten giebt auch Kellermann[1]) bei G. chilensis an; doch vermisse ich bei ihm sowohl als bei Merker Angaben über die sexuelle Verteilung am Gesamtblütenstand.

Rein männliche Blüten fanden sich niemals vor. Le Maout u. Decaisne[2]) geben allerdings eine Zeichnung einer männlichen Blüte von einer nicht näher beschriebenen Art und beschreiben an ihr die Reduction des Perianths („Perianthe réduit à des écailles dans les fleurs ♂ “)

Sämtliche Autoren geben an, dass die Blüten der Gunneraceen deckblattlos sind. De Candolle[3]) schreibt: „spiculis bracteatis, floribus singulis plerumque nudis“; Reinke[4]) giebt an; „Die Blüten entbehren der Tragblätter, dieselben fehlen absolut; nicht einmal innere Zellteilung deuten auf ihre Anlage hin“ und Le Maout u. Decaisne[5]) „Depourvues de bractées“. Gleiches bestätigen auch Kanitz[6]) und Kellermann[7]); Schwacke[8]) und Berkholtz[9]) speciell bei G. manicata. Trotzdem

---

[1]) l. c. p. 13.
[2]) Traité genéral de Botanique I p. 255.
[3]) l. c. p. 596.
[4]) l. c. p. 118.
[5]) l. c. p. 254.
[6]) l. c. p. 382.
[7]) l. c. p. 9.
[8]) l. c. p. 2.
[9]) l. c. p. 6.

habe ich an einem der zahlreich mir zur Verfügung stehenden Zweige Blüten mit je einem Deckblatt, ähnlich dem von Hippuris, gefunden. (Fig. 9). Dieser Zweig war die Spitze der Gesamtinflorescenz und trug nur zwittrige Blüten; die Untersuchungen an der lebenden Pflanze bestätigten mir dies auch, indem einzig und allein die Spitze der Gesamtinflorescenz Blüten mit je einem Deckblatt aufwies. Die lancettförmigen Deckblätter erreichen eine Länge bis 1 cm, besitzen je einen median verlaufenden Gefässstrang und sind von zahlreichen Kalkoxalatdrusen erfüllt. An der Basis des Zweiges sind die Deckblätter am grössten, bisweilen etwas gekrümmt, nach der Spitze zu werden sie allmählich kleiner, bis schliesslich nur noch eine schwache Andeutung davon vorhanden ist. Vorblätter sind nirgends vorhanden.

Was die Farbe der Blüten anbelangt, so erscheinen die zwittrigen gelb, die weiblichen roth. Es rührt dies davon her, dass bei den zwittrigen Blüten die Antheren schwefelgelb sind, während die Narben schwach röthlich erscheinen; bei den weiblichen Blüten hingegen sind die Narben stark rot gefärbt; letztere Erscheinung ist ganz besonders an der zweiten rein weiblichen Inflorescenz zu bemerken.

Die Blüte von G. manicata besitzt 2 schwachgrüne Kelchblätter, die in 2 lange, meist dreilappige Zipfel (Fig. 6) endigen. Diese Zipfel sind braun, zur Zeit der Blüte besonders lang und schrumpfen nach der Anthese zusammen. Jedes Sepalum hat einen unverzweigten Gefässstrang, der sich direckt von dem Gefässbündel, das von der Achse zur Blüte geht, abspaltet. Die Epidermiszellen der Kelchblätter sind dünnwandig, klein und polygonal.

Das Mesophyll besteht aus dünnwandigen, parenchymatischen, mit Kalkoxalatdrüsen erfüllten Zellen, zwischen denen sich Intercellularräume befinden. Die spärlich vorhandenen Chlorophyllkörner sind meist wandständig. Die Angaben Schwackes[1]): „Die Kelchblätter welken und schrumpfen schon sehr frühzeitig, lange vor der Blütezeit, nicht selten sind sie in mannigfacher Weise gelappt, die beiden Kelchblätter derselben Blüte oft sehr verschieden" kann ich nach den an der lebenden Pflanze angestellten Beobachtungen nicht bestätigen.

Blumenblätter finden sich nur an Zweigen mit zwittrigen Blüten und zwar kommen sie nur an Blüten im oberen Drittel des Aehrchens vor, eine Erscheinung, die auch schon an ganz jungen Stadien bemerkbar ist. Die Endblüte besitzt stets 2 Petala, während die seitlichen Blüten meist nur eins haben. An Endblüten mit 3 Stamina konnte ich sogar 3 Petala bemerken. Die Blumenblätter sind schmutzig weiss, sehr zart, hinfällig, von kappenförmiger Gestalt (Fig. 8) und nach unten zu schmäler, ihre Ränder sind glatt. Die Epidermis des Blumenblattes besteht aus langgestreckten, wellenförmig gebogenen, dünnwandigen, mit spärlichen Stomata versehenen Zellen. Der Bau des Mesophylls ist dem des Kelchblattes gleich. An ihrer Spitze laufen die Petala in 2 feine gelbbraune Härchen aus. Bei den weiblichen Blüten sind die Blumenblätter nicht ausgebildet. (Fig. 2). Manche Arten besitzen entweder 2 Petala, andere 1, oder entbehren ganz derselben, wie G. chilensis. Auch die Gestalt derselben ist bei den einzelnen Arten verschieden; denn bei der von Schnitzlein[2])

[1]) l. c.

[2]) l. c. tab. 94.

gegebenen Zeichnung sind die Ränder mit Wimpern versehen. Das Fehlschlagen der Petala wird von sämtlichen Autoren als Characteristicum der Gunneraceen angeführt.

An Querschnitten durch weibliche Blüten (Fig. 10, 11) die wir ja als weiter reducierte Form der zwittrigen Blüte ansehen können, finden sich noch Gefässstränge vor, die wir ihrer Lage nach als rudimentären Staubgefässen resp. fehlgeschlagenem Petalum angehörig auffassen müssen. Das Abortieren der Staubgefässe berichtet auch Baillon. Letzterer sagt [1]) „Les étamines avortent plus ou moins complétement dans les fleurs femelles".

Querschnitte (Fig. 10) durch zwittrige Blüten liefern dieselben Bilder, wie die durch weibliche und weisen in der Regel 6 Gefässbündel auf. Von diesen entfallen 2 auf die Sepala, 2 auf die Stamina, 1 auf den Funiculus, und 1 auf ein Petalum. Für ein zweites Blumenblatt ist meist keine Andeutung zu bemerken, obwohl es einzelne Blüten giebt, bei denen das zweite Petalum vollkommen ausgebildet ist, z. B. die Endblüte. Gleichzeitig ist aus diesem Querschnitt ersichtlich, dass das Petalum seinen Gefässstrang von dem Staubgefäss erhält, da dieses infolge der Abzweigung schwächer erscheint als das gegenüberliegende nicht verzweigte.

Von dem vorhandenen Material waren nur die zwittrigen Blüten abgeblüt und befruchtet. Die Staubfäden erscheinen alsdann dunkelbraun, die Blumenblätter sind ganz verschwunden, desgleichen auch gewöhnlich die langen braunen Kelchzipfel. Der Durchmesser des Fruchtknoten hat sich um 1 mm vergrössert. Ob Selbst- oder

[1]) l. c. p. 480.

Nachbarbestäubung innerhalb der einzelnen Blüten vorhanden ist, wäre nur durch den Versuch zu unterscheiden; im übrigen spricht die grosse Masse des leicht verwehenden Blütenstaubes für Kreuzung der verschiedenen Blüten eines Blütenstandes unter einander.

Nach Baillon allerdings soll das Gyneceum in staminalen Blüten mehr oder weniger rudimentär sein und offenbar nicht zur Reife gelangen können. Er sagt[1]) „Le gynecée, qui disparaît en totalité ou en partie dans le fleur mâle, est . . . .“ Bei den übrigen Autoren finden sich keine diesbezüglichen Angaben. Ein Grund für das Reifen der zwittrigen Blüten ist wohl der Umstand, dass die zwittrigen Blüten eher zur Anthese gelangen als die weiblichen, da letztere sich an der Spitze der Aehre befinden und die Evolution acropetat ist.

Die von Berkholtz[2]) gegebene Zeichnung entspricht nach meinen Untersuchungen nicht den thatsächlichen Verhältnissen. Diese Zeichnung soll eine zwittrige Blüte nach der Blütezeit vorstellen. Dagegen habe ich einzuwenden, dass nach der Blütezeit stets die Petala, desgleichen auch meist die Staubgefässe abgefallen sind. Sollten letztere aber noch stehen geblieben seien, so erreichen sie durch ihre grossen Anthesen noch die Spitze der Petala.

Die beiden 2 mm langen Staubgefässe stehen zu den Blumenblättern opponiert, wie dies de Candolle[3]) („stamina petalis opposita“) von allen Gunneraceen angiebt, und sind bei G. manicata noch epipetal.

---

[1]) l. c. p. 480.

[2]) Taf. V, Fig. 5.

[3]) l. c. p. 596.

Kellermann[1]) spricht von einer Drehung der einzelnen Blüten, indem er sagt, die Kelchblätter sollten normal transversal und die Staubgefässe median stehen. Diese Thatsache muss sich auch bei G. manicata bestätigen; bei ihr stehen die Kelchblätter median und die Blumenblätter sowie die Stamina transversal (Fig. 3). Ferner stehen die Staubgefässe, zwei — nicht eins, wie bei G. chilensis der gewöhnliche Fall ist — zu den Kelchblättern alternierend. Bei G. chilensis stehen die Stamina nach Kellermann[2]) zwar auch zu den Kelchblättern alternierend, aber episepal. Er erklärt die episepale Stellung dadurch, dass er annimmt, die Blumenblätter, die mit denen des Kelches alternieren sollten, sind fehlgeschlagen und die Staubgefässe stehen vor rudimentären Sepala.

Die beiden Staubblätter von G. manicata haben ein 0,5 mm langes, aufrechtstehendes Filament (Fig. 1); es finden sich indes auch Endblüten mit 3 und 4 Stamina. Die Antheren sind 1—1,5 mm gross, intrors, von länglich eiförmiger Gestalt, und besitzt jede Anthere einen Fibrovasalstrang, der unmittelbar von dem in die einzelne Blüte gehenden Hauptstrang abzweigt. Zur Zeit der Blüte sind die Antheren schwefelgelb. Bei den einzelnen Arten herrschen auch hier wieder Verschiedenheiten; denn Schnizlein[3]) giebt von G. macrophylla ein ganz anderes Farbenbild; er zeichnet die Antheren violett und die Narben der weiblichen Blüten farblos. Die Antheren sind nach Berkholtz[4]) zweifächerig; dies muss ich jedoch noch

[1]) l. c. p. 12.

[2]) l. c. p. 13, 15.

[3]) l. c. tab. 94.

[4]) l. c. p. 6.

insofern berichtigen, als ich durch Untersuchungen von Antheren verschiedener Stadien gefunden habe, dass nur die reifen Antheren und zwar infolge Auflösung der Querwände zweifächerig sind. An den jüngeren Stadien hingegen ist eine deutliche Vierteilung vorhanden; letztere ist nach Kellermann[1]) bei G. chilensis derconstante Fall. Diese Mitteilung über die Vierfächerung ist allerdings die einzige in der einschlägigen Litteratur; Le Maout u. Decaisne, de Candolle und Baillon stellen bei sämtlichen Gunneraceen das Princip der Zweiteilung auf. Bei anderen Autoren fehlt leider jegliche Andeutung über diese Verhältnisse. Die Antherenwand ist analog der bei G. chilensis beschaffen, nur weisen die Epidermiszellen ein nicht so bedeutendes Lumen auf und sind nicht so stark verdickt. Die Ausbildung der Antherenwand ist der von Hippuris ähnlich, vergl. Chatin[2]), nur ist die Epidermis bei Hippuris stark rosa gefärbt. Die Staubbeutel entleeren die Pollenkörner durch longitudinale Spalten, wie dies auch von den anderen Arten beschrieben ist.

Der Pollen (Fig. 5) ist gelb, tetraedrisch, sehr klein, 20—30 μ und besitzt 2 Zellkerne. Die Exine ist glatt, doppelt conturiert und mit kleinen unregelmässigen Feldern versehen. Die äussere Schicht ist zart, die innere stärker. Mit Chlorzinkjodlösung färbte sich die Exine dunkelbraun, die Intine gelb. Die Exine stülpt sich bei der Keimung warzenförmig nach aussen und zwar liegen die 3 Austrittstellen in den 3 Einbuchtungen. Nach Kellermann[3]) hat der Pollen von G. chilensis

[1]) l. c. p. 14.

[2]) De L'Anthère, Planche XXIII, Fig. 5 a."

[3]) l. c. p. 17.

Ähnlichkeit mit dem der Onagraceen. Merker[1]) hingegen giebt an, dass die Pollenkörner von G. macrophylla und scabra gleich gebaut sind und grosse Ähnlichkeit mit Bryonia dioica, einer Cucurbitace haben. Was nun die Ähnlichkeit des Pollens unserer Gunnera anbetrifft, so kann ich mich auf Grund der zum Vergleich herangezogenen Zeichnungen von Lürsen[2]) nur der Ansicht Merkers anschliessen. In der minimalen Grösse der Pollenkörner und der damit verbundenen Schwierigkeiten bei der Untersuchung liegt offenbar der Grund, weshalb die Litteratur über den Pollen der Gunneraceen eine sehr dürftige ist. De Candolle[3]) schreibt nur „pollen laeve, tetragonum"; Kellermann gebraucht nur die wenigen Worte: „Der Pollen von Gunnera zeigt dieselbe Gestalt und Entwicklung wie der Pollen der Onagraceen"; Merker[4]) beschreibt den Pollen mit etwas mehr Worten. Bei den übrigen Autoren fehlt jede Bemerkung über den Pollen; desgleichen auch jede Angabe über die Grössenverhältnisse. Kellermann giebt ferner noch eine Zeichnung eines Pollenkornes bei 580 f. Vergrösserung. Meine bei 800 f. Vergr. angefertigte Zeichnung erweist sich kleiner als die von Kellermann, obgleich sonst die Grössenverhältnisse unserer Gunnera die von G. chilensis übertreffen. Während nämlich meine Zeichnung des Pollenkornes einen Durchmesser von 1,6 cm hat, besitzt die von Kellermann einen solchen bei 220 f. schwächerer Vergrösserung.

---

[1]) l. c. p. 213.

[2]) Zur Controverse über die Einzelligkeit des Pollens der Onagrarieen, Cucurbitaceen . . . . Jahrbücher f. wiss. Bot. 1869-70.

[3]) l. c. p. 596.

[4]) l. c. p. 213.

Opponiert zu den Antheren und Blumenblättern bei den zwittrigen, sowie alternierend mit den Kelchzipfeln bei den weiblichen Blüten finden sich 2 pfriemliche Gebilde von rötlicher Farbe, die ich als 2 Lappen einer Narbe auffasse und die Berkholtz[1]) als „pfriemenförmige Lappen der sitzenden Narbe" bezeichnet. Diese Lappen sind mit zahlreichen Papillen bis zum Grunde besetzt (Fig. 4, 7) und gehen ohne Griffelbildung in den Fruchtknoten über. Der gleichen Ansicht, dass die Narbe nicht scharf vom Griffel geschieden ist, sondern sich nur als papillöser Teil des Griffelendes bemerkbar macht, sind auch andere Autoren; daher bei Kellermann[2]) die Bezeichnung „2 papillöse Griffel". Kanitz[3]) spricht von 2 Narben und 2 Griffeln. („Styli 2 epipetali basi plus minus coaliti, lineares stigmata subulate v. capitalia, papillosa-pilosa".) Eichler[4]) bezeichnet diese Gebilde auch als Griffel, wie dies aus seinen Worten „ein unterständiges Pistill mit 2 gleichfalls epipetalen Griffeln" hervorgeht. De Candolle[5]) endlich lässt es unentschieden. („Styli sive stigmata 2").

Das Ovarium ist unterständig, 1 mm gross und von eiförmiger Gestalt. (Fig. 4). Es besteht aus nur einem Carpell, (Fig. 3) ist also monomer. Der Carpellzahl entsprechend ist der Fruchtknoten einfächerig. Auch Kellermann[6]) spricht auf Grund entwicklungsge-

---

[1]) l. c. p. 6.
[2]) l. c. p. 14.
[3]) l. c. p. 382.
[4]) l. c. p. 465.
[5]) l. c. p. 596.
[6]) l. c. p. 16.

schichtlicher Studien entgegen der Angaben Eichlers[1]) nur von einem Carpell. Eichler nämlich ist der Ansicht, dass 2 Fruchtblätter vorhanden sind, jedoch nur eins ein Ovulum zu stande bringt. Das von ihm aufgestellte Diagramm ist allerdings nach seiner eigenen Angabe ein hypothetisches. Warming[2]) giebt ebenfalls von den reichst ausgestatteten Formen der Gunneraceen, zu denen auch G. manicata zählen würde, 2 Fruchtblätter an. Der gleichen Ansicht ist auch Engler[3]); er stellt als Typus bei den Gunneraceen 2 verwachsene Carpelle mit 2 Griffeln und mit nur 1 Samenanlage auf. Die Einfächerigkeit des Ovariums wird von sämtlichen Autoren bei allen Arten angegeben, desgleichen auch die Bildung eines einzigen Ovulums. Endlicher[4]) allein zweifelt letzteres an. („Ovulum unicum (?)"). Das mit 2 Integumenten versehene Ovulum entspringt etwas seitwärts von der Spitze des Ovariums, ist hängend anatrop und epitrop, d. h. die Mikropyle ist der Spitze des Germens zugewendet. (Fig. 4). Das Gefässbündel des Funiculus zweigt vom hinteren Kelchstrang ab (Fig. 4); bei G. chilensis hingegen vom Staminalstrang. Berkholtz[5]) erwähnt beide Möglichkeiten. Die Angaben über die Form und Richtung der Samenanlage differenzieren bei den einzelnen Autoren; sei es, dass die Verhältnisse bei den einzelnen Arten andere sind, oder dass die Nomenklatur verschieden gebraucht wird. Ich lege meinen Untersuchungen die

---

[1]) l. c. p. 465.

[2]) Handbuch d. syst. Bot. p. 358.

[3]) Syllabus der Vorles. über spec. u. med. pharm. Bot. Berlin 1892. p. 149.

[4]) Gen. plant.

[5]) l. p. 15.

von Knoblauch[1]) aufgestellte Nomenklatur zu grunde. Ganz analog wie bei unserer Gunnera ist auch bei G. chilensis das Ovulum hängend anatrop und epitrop. Die Fruchtknotenwand besteht aus 3 Zelllagen, deren kleine, quadratische Zellen lückenlos aneinander schliessen.

Die näheren Einzelheiten nach der Befruchtung, wie weit sie von denen anderer Angiospermen abweichen, habe ich nicht näher untersucht, doch sollen sie nach Kellermann[2]) dieselben seien. Auch den Samen will ich nicht näher beschreiben, da derselbe bereits von Berkholtz[3]) bearbeitet ist. Nur will ich noch erwähnen, dass der im vorigen Herbst gewonnene Samen sich zum ersten Mal als keimfähig erwies.

Nectarien finden sich bei G. manicata nicht vor und werden auch von anderen Arten nicht beschrieben. Kellermann[4]) allein spricht von Gebilden, die er den Nectarien vierter Categorie nach Behrens anreiht. Er stellt diese Behauptung allerdings nicht mit Bestimmtheit hin, sondern lässt es zweifelhaft, ob die fraglichen Höcker am Grunde der Kelchblätter als unterdrückte Krone, rudimentäre Staubblätter oder Nectarien aufzufassen seien. Letzterer Annahme nun neigt Kellermann am meisten zu. Dem Fehlen der Nectarien ist es demnach auch zuzuschreiben, dass die Blüten unserer Gunnera nicht von Insecten besucht werden und Insectenbestäubung also ausgeschlossen erscheint. Vielmehr gehört G. manicata zu den anemophilen Pflanzen.

---

[1]) Warmings Handb. d. syst. Bot. p. 429.

[2]) l. c. p. 16.

[3]) l. c. p. 15.

[4]) l. c. p. 13.

V. Systematische Stellung.

Die grossen Verschiedenheiten der einzelnen Species von Gunnera untereinander sowohl, als auch ihre Abweichungen vom normalen dicotyledonischen Typus machen ihre Stellung im natürlichen Pflanzensystem schwankend. Gewisse Aehnlickeit, was den Bau und die Anordnung der Fibrovasalstränge anbelangt, haben die Gunneraceen mit den Farnen und Monocotyledonen. De Bary[1]) rechnet sie deshalb zu den anatomisch anormalen Dicotyledonen. Auf Grund der Blütenstructur werden die Gunneraceen von den verschiedenen Autoren verschiedenen Klassen eingereiht. Endlicher[2]) und Leunis[3]) rechnen sie zu den Urticineen, de Candolle[4]) zu den Haloragеen, Baillon[5]) zu den Onagraceen, Le Maout u. Decaisne[6]) zu den Araliaceen. Nach dem Standpunkt der heutigen Forschung werden die Gunneraceen zwischen den echten Haloragideen und der Gattung Hippuris eingereiht. Warming[7]) beschreibt sie als weitere Reduction der Haloragideen, desgleichen auch Eichler[8]) sowie Engler[9]). Diese Stellung zwischen den Haloragideen und Hippuris hat auch meine Untersuchung inbezug auf die Inflorescenz von G. manicata bestätigt. Mit den echten Haloragideen

[1]) l. c. p. 261.
[2]) l. c.
[3]) Synopsis der Pflanzenkunde II.
[4]) l. c.
[5]) l. c.
[6]) l. c.
[7]) l. c. p. 358.
[8]) l. c. p. 467.
[9]) l. c. p. 149.

hat Gunnera den Abortus in der Blütenregion sowie in den Sexualorganen gemein, ferner den unterständigen Fruchtknoten mit hängender anatropen Samenanlage. Die Aehnlichkeit mit Hippuris besteht in dem einfächerigen Ovarium mit einer einzigen, gleichfalls hängenden anatropen Samenanlage, die der hinteren Carpellsutur angehört. Ferner hat G. manicata mit Hippuris das diesem ähnliche Tragblatt, sowie das eine Carpell gemein, würde also der Gattung Hippuris näher stehen als der Haloragis, da letztere noch typisch 2 transversale Vorblätter hat; dagegen besitzt Hippuris eine noch weiter reducierte Blüte, sodass Eichler[1]) Hippuris als eine noch weiter denn Gunnera reducierte Form hinstellt. Ein weiteres Merkmal aber inbezug auf die Aehnlichkeit mit Hippuris ist noch der gleichfalls concentrische Bau der Gefässstränge. Der Pollen ähnelt allerdings dem von Bryonia dioica, da jedoch die sonstigen Merkmale gegen diese Einreihung sprechen, so kann man von dieser Differenz wohl absehen und somit die Stellung zwischen Haloragideen und Hippuris beibehalten.

VI. Zusammenstellung.

1. Die Anordnung der Gefässstränge in den Inflorescenzachsen entspricht der der Monocotylen. Die einzelnen Gefässbündel sind geschlossen und concentrisch gebaut. Im Xylemteil finden sich Leiter-, Spiral- und Ringgefässe. Das Phloem ist ausgezeichnet durch das Vorkommen dünnwandiger Bastzellen, die einen grossen spindelförmigen Zellkern erkennen lassen.

[1]) l. c. p. 467.

2. Die Inflorescenz stellt eine zusammengesetzte Aehre dar; die einzelnen Zweige sind dicht mit Blüten besetzt, mit Deckblättern versehen, die Blüten selbst sind deckblattlos. Nach der Anthese streckt sich die Achse.

3. An der Hauptachse geschieht die Evolution in acropetaler Reihenfolge; an den Nebenachsen ist das Aufblühen basipetal.

4. Die seitlichen Blüten der Zweige erhalten ihre Gefässe aus dem peripheren Teile, die oberen aus dem centralen Teile der Spindel. Nach jeder Blüte zweigt ein Strang ab, der sich bald beim Eintritt in 4 spaltet, je 2 für die Stamina und Sepala.

5. Die G. manicata ist gynomonöcisch; es finden sich auf demselben Stock zwittrige und weibliche Blüten; sie sind cyklisch und actinomorph. Typus: K 2, C 0-3, A 2-4, G $\underline{\overline{1}}$.

6. Die zwittrigen Blüten nehmen den unteren Teil, die weiblichen den oberen des Gesamtblütenstandes ein; erstere erscheinen gelb, letztere rötlich; die weiblichen Blüten können auch eine Inflorescenz für sich bilden.

7. Die zwittrigen Blüten besitzen je ein Blumenblatt, die Endblüte stets deren 2; die Petala sind zart und hinfällig; sie erhalten ihren Gefässstrang vom Staubgefäss. Die weiblichen Blüten besitzen keine ausgebildete Petala.

8. Der Kelch besteht aus 2 Sepala, die in lange braune, dreilappige Zipfel endigen. Nectarien finden sich nicht vor.

9. Die beiden grossen epipetalen Staubgefässe springen in Längsspalten auf und sind vierfächerig; an älteren Stadien entsteht durch Auflösung der Querwände Zweifächerung. Die zahlreichen Pollenkörner sind sehr klein, tetraedrisch.

10. Das Ovarium ist monomer und unterständig. Es besitzt eine Narbe, die in 2 Lappen gespalten ist; sie geht ohne Griffelbildung in den Fruchtknoten über.

11. Ein einziges hängendes anatropes epitropes Ovulum entspringt etwas seitwärts von der Spitze des einfächerigen Ovariums. Das Gefässbündel des Funiculus zweigt vom hinteren Kelchstrang ab.

12. Nur die zwittrigen Blüten werden befruchtet und gelangen zur Reife und zwar durch Windbestäubung.

13. G. manicata hat ihre Stellung im natürlichen Pflanzensystem auf Grund der Blütenstructur gleich den anderen Arten von Gunnera zwischen den Haloragideen und der Gattung Hippuris, nähert sich jedoch mehr Hippuris.

VII. Erklärung der Tafeln.

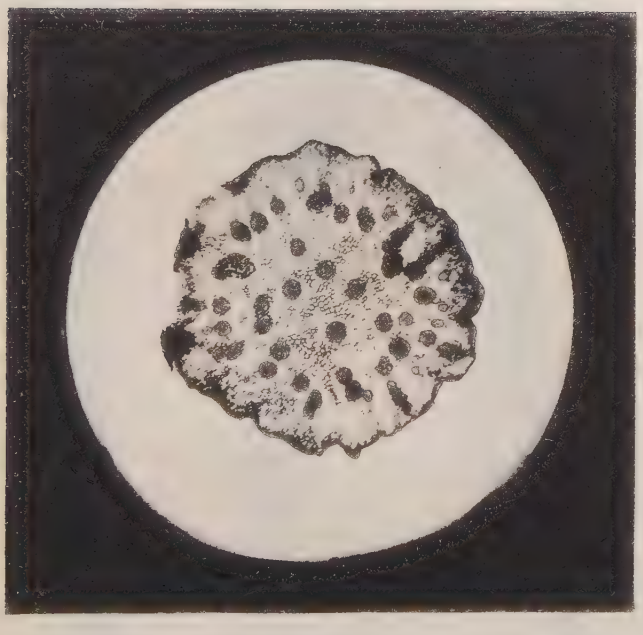
Taf. I. Mikrophotographie. Querschnitt durch eine Inflorescenzachse.

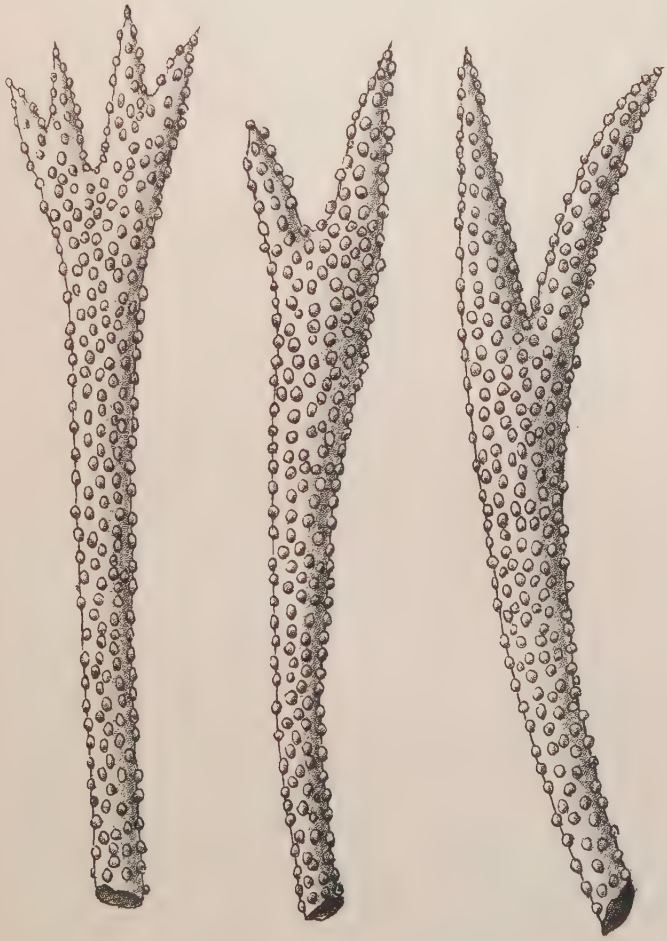
Taf. II. Inflorescenzzweige. (abgeblüt.)

Taf. III. Fig. 1. Zwittrige Blüte. Fig. 2. Weibliche Blüte. kz Kelchzipfel, n Narben, p. Petala, f Filament, a Antheren. Fig. 3. Diagramm. Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch eine zwittrige Blüte. s Sepala, n. Narben, f Funiculus, ii inneres, ai äusseres Integument, e Embryosack. Fig. 5. Pollenkorn (800 f. Vergr.). Fig. 6. Kelchzipfel.

Taf. IV. Fig. 7. Narbe. Fig. 8. Blumenblatt. Fig. 9. Blüte mit Deckblatt. (abgeblüt). Fig. 10 u. 11. Querschnitte durch zwittrige und weibliche Blüten. gs Gefässstränge für die Sepala, gst für die Stamina, gp fürs Petalum, gf für den Funiculus.

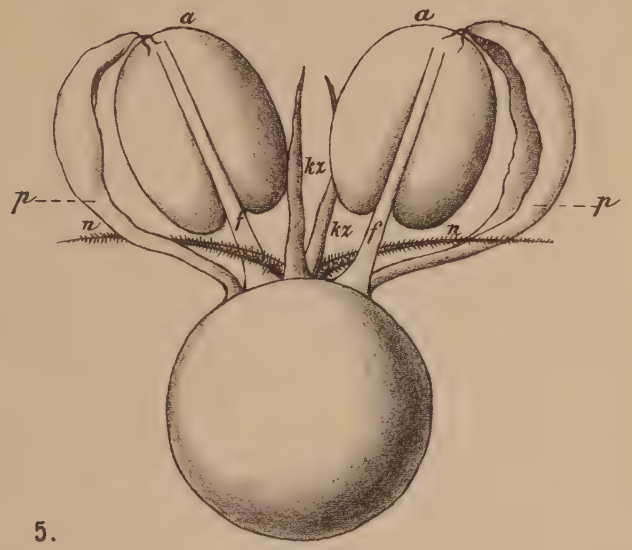
Tafel I.



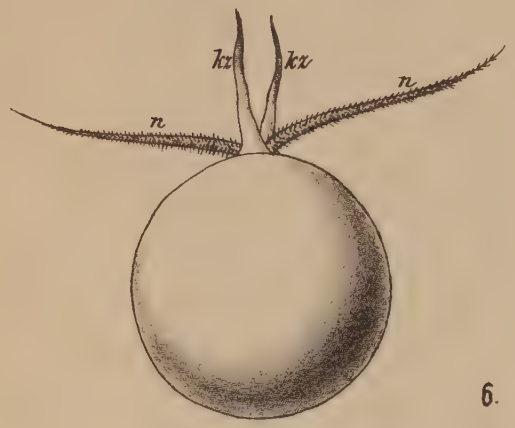


nat. Gr.

1.



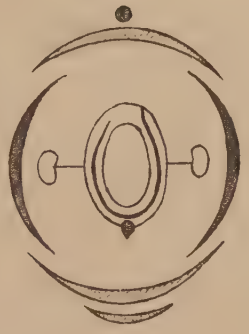
2.



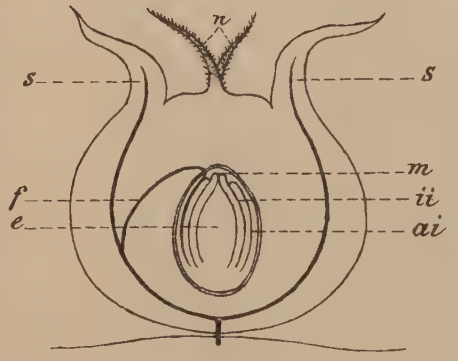
6.

5.

3.



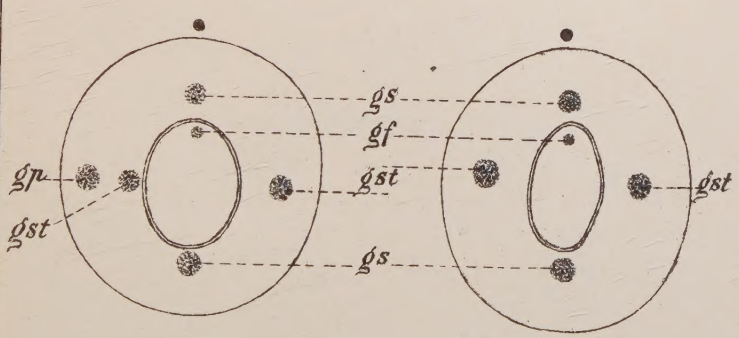
4.



7.

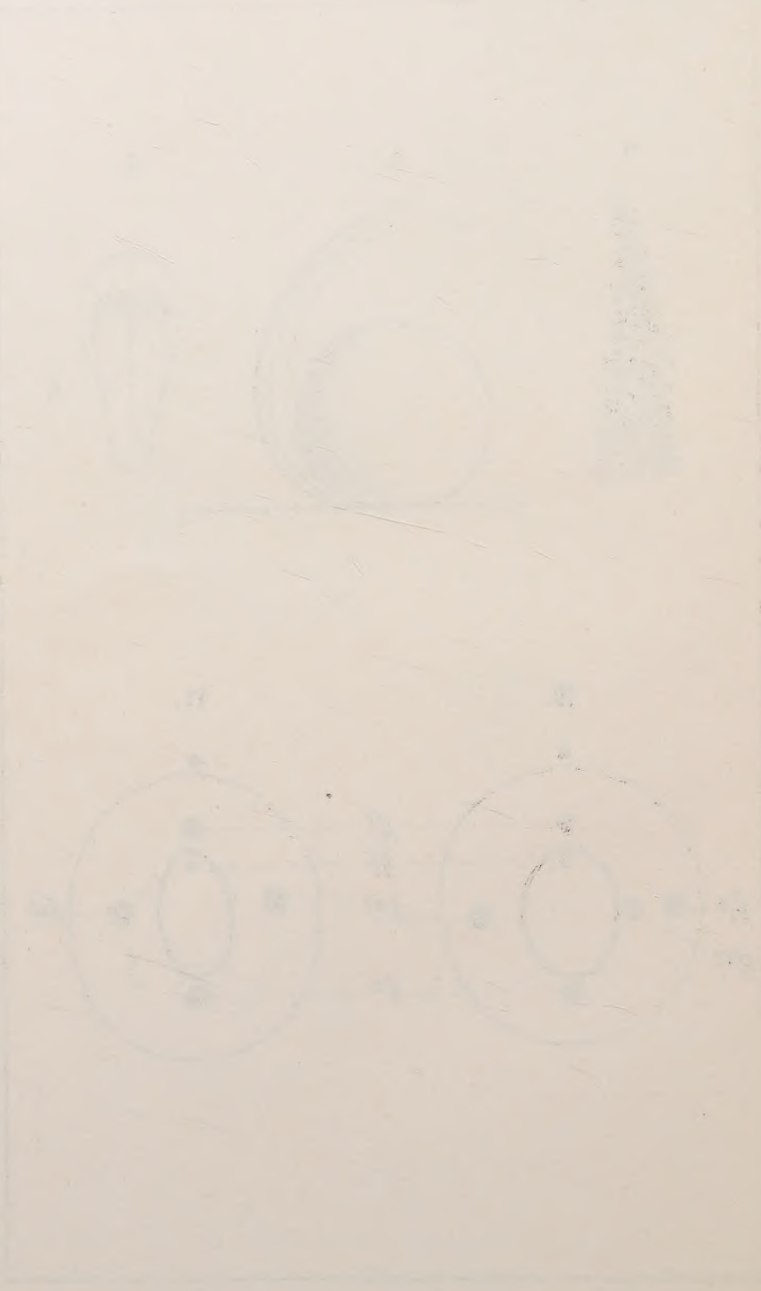
9.

8.



10.

11.



Vorliegende Arbeit wurde im Winter-Semester 1891/92 und Sommer-Semester 1892 im botanischen Institut zu Erlangen auf Anregung des Herrn Prof. Dr. Reess angefertigt.

Freudig ergreife ich diese Gelegenheit, um meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Reess, sowie Herrn Privatdocent Dr. Bokorny für ihre gütige Anleitung und Unterstützung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.